

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ФАКУЛЬТЕТ ПРИКЛАДНОЙ МАТЕМАТИКИ – ПРОЦЕССОВ УПРАВЛЕНИЯ  
КАФЕДРА МОДЕЛИРОВАНИЯ ЭКОНОМИЧЕСКИХ СИСТЕМ

**Обыскалова Анна Максимовна**

**Выпускная квалификационная работа бакалавра**

**Качественный анализ одной модели  
популяционной динамики**

Направление 010400

Прикладная математика и информатика

Научный руководитель,  
кандидат физ.-мат. наук,  
доцент  
Екимов А.В.

Санкт-Петербург

2017

# Содержание

Введение .....	3
Постановка задачи .....	4
Обзор литературы .....	6
Глава 1. Методы качественного анализа .....	8
Глава 2. Модели типа Лотки – Вольтерры без автоколебаний .....	10
2.1. Классическая модель Лотки – Вольтерры.....	10
2.1.1. Анализ классической модели Лотки - Вольтерры.....	10
2.1.2. Недостатки модели Лотки – Вольтерры.....	12
2.2. Обобщенная модель Лотки-Вольтерры.....	13
2.2.1. Анализ обобщенной модели Лотки – Вольтерры.....	13
2.2.2. Проверка модели на наличие предельных циклов .....	15
Глава 3. Обобщенная модель Лотки – Вольтерры с автоколебаниями .	19
3.1. Анализ модели Лотки – Вольтерры с автоколебаниями .....	19
3.2. Предельный цикл в обобщенной модели Лотки – Вольтерры..	22
Выводы .....	24
Заключение .....	25
Список литературы .....	26
Приложение .....	27

## Введение

Подавляющее большинство процессов в современном мире подчинено описанию с помощью математических моделей. Не являются исключением и процессы, протекающие в природе. Изучение структуры и функционирования биологических систем – тот важный аспект, который необходим для успешного взаимодействия человека с природой. В исследовании моделей, описывающих сосуществование биологических сообществ, следует уделить особое внимание вопросу устойчивости. Другими словами, возможности биосистем противостоять внешним возмущающим факторам.

Разработка моделей в этом направлении очень актуальна, так как потребность общества в биологических ресурсах лишь растет с течением времени, а для её удовлетворения необходимо рациональное управление имеющимися сообществами живых организмов.

Математическая модель Лотки – Вольтерры (зачастую называемая модель «хищник - жертва») является одной из наиболее популярных моделей, используемых в экологии, однако свое применение она так же нашла в биологии, медицине, социальных исследованиях, истории, радиофизике и других науках.

На основе классической модели Лотки – Вольтерры образовался целый класс моделей типа Лотки – Вольтерры, состоящий из различных обобщений и модификаций классической модели. Новые модели учитывают дополнительные факторы внешней среды и внутреннего взаимодействия видов. Однако, несмотря на многообразие уже построенных математических моделей, большинство из них не подвергалось глубокому качественному анализу, необходимому для рационального приложения их к реальным процессам.

## Постановка задачи

Необходимо рассмотреть модификации классической модели Лотки – Вольтерры, учитывающие внутривидовую конкуренцию, а также эффект насыщения хищников. Провести качественный анализ в целом полученных моделей:

- найти положения равновесия;
- определить их тип и устойчивость;
- с помощью известных критериев исследовать системы на предмет наличия или отсутствия предельных циклов;
- построить фазовый портрет системы средствами пакета MatLab.

В качестве актуальных модификаций классической модели рассмотреть:

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = (c_1 - a_{11}N_1 - a_{12}N_2)N_1, \\ \dot{N}_2 = (-c_2 + a_{21}N_1 - a_{22}N_2)N_2; \end{cases}$$

где  $N_1$  – численность популяции жертвы,

$N_2$  – численность популяции хищника.

Все коэффициенты модели положительны.

$c_1N_1$  – прирост жертв в отсутствии хищников;

$-a_{11}N_1^2$  – сокращение популяции жертв за счет внутривидовой конкуренции;

$-a_{12}N_1N_2$  – уменьшение числа жертв за счет поедания хищником;

$-c_2N_2$  – вымирание хищников в отсутствии жертв;

$a_{21}N_1N_2$  – рост числа хищников в результате поедания жертв;

$-a_{22}N_2^2$  – уменьшение числа хищников за счет внутривидовой конкуренции.

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = (a - bN_1)N_1 - \alpha_1 \frac{N_1}{1 + N_1} N_2, \\ \dot{N}_2 = \left(-c + \alpha_2 \frac{N_1}{1 + N_1}\right) N_2; \end{cases}$$

где  $a, b, c, \alpha_1, \alpha_2$  – положительные постоянные,  $N_1$  – численность популяции жертвы,  $N_2$  – численность популяции хищника.

$g_1(N_1) = a - bN_1$  – коэффициент размножения жертв;

$L(N_1) = \alpha_1 \frac{N_1}{1 + N_1}$  – трофическая функция хищника, описывающая число жертв, потребляемых одним хищником в единицу времени;

$g_2(N_1) = -c + \alpha_2 \frac{N_1}{1 + N_1}$  – коэффициент размножения хищников.

## Обзор литературы

Первые математические модели, описывающие динамику сосуществующих биологических популяций, были построены А.Д. Лотка [1] и В. Вольтерра [2].

Классическим является случай, когда один из видов – хищник, а другой – жертва. При моделировании была применена следующая гипотеза: коэффициент прироста популяции жертвы равен  $a_1 - b_1 N_2$ , а коэффициент прироста популяции хищника равен  $-a_2 + b_2 N_1$ . Здесь  $N_1$  – численность популяции жертвы, а  $N_2$  – численность популяции хищника, а коэффициент  $a_1$  – коэффициент естественного прироста жертвы,  $b_1$  – скорость потребления жертвы хищником,  $a_2$  – коэффициент смертности хищника в отсутствии жертвы,  $b_2$  – коэффициент переработки хищником биомассы жертвы в собственную биомассу.

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = (a_1 - b_1 N_2)N_1, \\ \dot{N}_2 = (-a_2 + b_2 N_1)N_2. \end{cases} \quad (1)$$

Дальнейшее развитие модели (1) пошло по пути учета внутривидовой конкуренции [3,4].

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = (a_1 - b_1 N_2 - \gamma_1 N_1)N_1, \\ \dot{N}_2 = (-a_2 + b_2 N_1 - \gamma_2 N_2)N_2. \end{cases}$$

Убывание популяции жертв и хищников в результате внутривидовой конкуренции происходит пропорционально квадрату численности популяций.

Значительный вклад в обобщение модели типа «хищник – жертва» внес А.Н. Колмогоров [5]. Им была предложена следующая модель:

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = P(N_1)N_1 - L(N_1)N_2, \\ \dot{N}_2 = Q(N_1)N_2. \end{cases}$$

На функции  $P(N_1), L(N_1), Q(N_1)$  был наложен ряд ограничений, соответствующих реальным законам функционирования системы.

Целый ряд модификаций классической модели построен в работе [6] А.Д. Базыкина.

Следует отметить хорошие обзоры моделей вольтерровского типа в работах [7,8].

# Глава 1. Методы качественного анализа

Рассмотрим автономную систему дифференциальных уравнений второго порядка:

$$\begin{cases} \dot{x} = P(x, y), \\ \dot{y} = Q(x, y). \end{cases} \quad (2)$$

Здесь функции  $P(x, y)$ ,  $Q(x, y)$  определены на всей фазовой плоскости и удовлетворяют всем условиям теоремы существования и единственности решений.

Пусть  $(x_0, y_0)$  – положение равновесия системы (2).

$$P(x_0, y_0) = Q(x_0, y_0) = 0.$$

Положим

$$\Delta = \begin{vmatrix} P'_x(x_0, y_0) & P'_y(x_0, y_0) \\ Q'_x(x_0, y_0) & Q'_y(x_0, y_0) \end{vmatrix}, \sigma = P'_x(x_0, y_0) + Q'_y(x_0, y_0).$$

Если  $\Delta(x_0, y_0) \neq 0$ , то положение равновесия называется простым.

1.  $\Delta > 0, \sigma^2 - 4\Delta > 0$  – устойчивый узел ( $\sigma < 0$ ), неустойчивый узел ( $\sigma > 0$ ).
2.  $\Delta < 0$  – седло.
3.  $\Delta > 0, \sigma^2 - 4\Delta < 0, \sigma \neq 0$  – устойчивый фокус ( $\sigma < 0$ ), неустойчивый фокус ( $\sigma > 0$ ).

В случае, когда  $\Delta > 0, \sigma = 0$  собственные числа матрицы системы линейного приближения чисто мнимые, положение равновесия может быть центром или фокусом. Проблема различения называется проблемой центра – фокуса [9].



Теорема 1. Необходимое и достаточное условие того, что положение равновесия есть центр, заключается в том, что система (2) имеет в окрестности этого состояния равновесия аналитический интеграл вида

$$x^2 + y^2 + F_3 + \dots + F_4 + \dots = c,$$

где  $F_i(x, y)$  – однородные формы степени  $i$  относительно  $x, y$ .

Под предельным циклом системы (2) мы понимаем изолированную замкнутую траекторию этой системы.

Если все траектории, начинающиеся в достаточно малой окрестности цикла, стремятся к нему при  $t \rightarrow \infty$ , то цикл называется устойчивым. Если стремление к циклу происходит при  $t \rightarrow -\infty$ , то цикл неустойчивый.

Теорема 2. Пусть  $C$  – цикл без контакта с траекториями (2). Если выполняются следующие условия:

- 1) все траектории, пересекающие  $C$ , с ростом  $t$  входят в ограниченную им область  $G$ ;
- 2) в области  $G$  имеется единственное состояние равновесия, являющееся неустойчивым узлом или фокусом;

тогда в  $G$  существует по крайней мере один устойчивый предельный цикл.

Сформулированный в теореме результат известен как принцип инвариантной области.

## Глава 2. Модели типа Лотки – Вольтерры без автоколебаний

### 2.1. Классическая модель Лотки – Вольтерры

Рассмотрим модель такого вида. Пусть  $x_1$  – популяция жертв, тогда  $x_2$  – популяция хищников. Предположим так же, что в нашей модели отсутствует внутривидовая конкуренция. В таком случае прирост на особь для жертв будет составлять  $a - bx_2$ ,  $a > 0, b > 0$ , где  $a$  – скорость размножения жертв без влияния хищников. Это же выражение показывает потери среди хищников в случае снижения популяции жертв. Следовательно, прирост хищника на особь при  $x_1 = 0$  будет составлять  $-c$ ,  $c > 0$ . Однако при  $x_1 > 0$ ,  $\frac{x_2}{x_1} = -c + dx_1$ ,  $d > 0$ . Таким образом, получаем:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = (a - bx_2)x_1, \\ \dot{x}_2 = (-c + dx_1)x_2; \end{cases} \quad (3)$$

где  $a, b, c, d > 0$ .

#### 2.1.1. Анализ классической модели Лотки – Вольтерры

Система (3) и является моделью Лотки - Вольтерры для описания динамики биологических популяций. Она имеет две неподвижные точки:  $(0; 0)$  и  $\left(\frac{c}{d}; \frac{a}{b}\right)$ . Исследуем их устойчивость. Проведем линеаризацию системы (3), построим характеристический полином каждого стационарного состояния. Корни характеристических уравнений имеют следующий вид:

- для точки  $(0, 0)$ :  $\lambda_1 = a > 0, \lambda_2 = -c$  – седло, для которого оси  $x_1$  и  $x_2$  являются сепаратрисами, причем  $x_2$  устойчивая;
- для  $\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$ :  $\lambda_1 = i\sqrt{c}, \lambda_2 = -i\sqrt{c}$  – центр.

Таким образом, первое неподвижное состояние взаимодействия видов является седлом. Так как линеаризованная система во второй точке является центром, по теореме о линеаризации характер точки для исходной системы не может быть определен.

Система (3) имеет первый интеграл:

$$f(x_1, x_2) = x_1^c e^{-dx_1} x_2^a e^{-bx_2} = g(x_1)h(x_2),$$

$g(x_1), h(x_2)$  – положительны на полуоси  $(0; \infty)$  и имеют на ней один максимум. Своих максимальных значений эти функции будут достигать при  $x_1 = \frac{c}{d}$  и  $x_2 = \frac{a}{b}$  соответственно, а значит функция  $f(x_1, x_2)$  принимает свое максимальное значение  $g\left(\frac{c}{d}\right)h\left(\frac{a}{b}\right)$  в точке  $(x_1, x_2) = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$ . Отсюда следует, что линии уровня данной функции будут кривыми, замкнутыми вокруг точки  $\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$ . Фазовые траектории системы (3) будут совпадать с линиями уровня, и точка  $\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$  является центром.

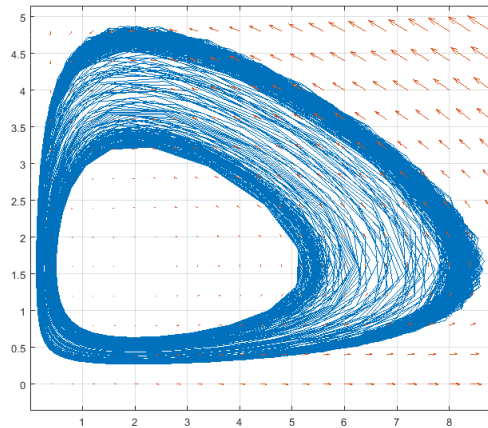


Рис.1. Фазовый портрет для системы (3) в случае  $a = 4$ ;  $b = 2,5$ ;  $c = 2$ ;  $d = 1$ ,  $t=1000$

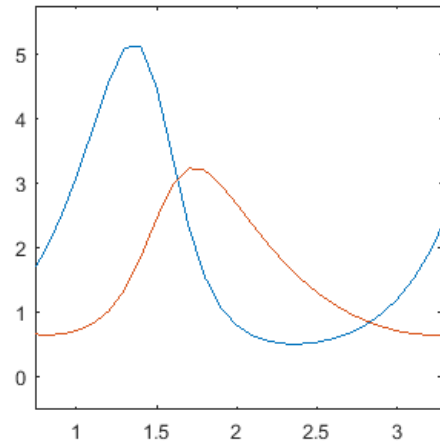


Рис.2. Колебания функций  $x_1$  и  $x_2$  системы (3).

Функции  $g(x_1)$  и  $h(x_2)$  не симметричны относительно своих максимальных значений, а значит, фазовые траектории не будут являться

эллипсами. Обе функции стремительно возрастают и гораздо медленнее убывают. В таком случае фазовый портрет будет иметь вид, изображенный на рис.1.

Форма траекторий имеет неэллиптический вид, что говорит о негармоническом характере колебаний численности популяций. Это явно заметно на рис.2.

### **2.1.2. Недостатки модели Лотки – Вольтерры**

Хотя модель Лотки – Вольтерры, рассмотренная в предыдущей главе и является применимой к реальным явлениям, однако же она имеет два принципиальных и взаимосвязанных недостатка, которые скорее являются путями возможного развития и совершенствования. Один из них математического, другой биологического характера. Во-первых, модель (3) является «негрубой» в смысле Андронова – Понтрягина. Это значит, что при любых сколь угодно малых возмущениях фазовых координат цикл, по которому происходят колебания, будет меняться. Также, изменения в правой части уравнений Лотки – Вольтерры могут привести к изменению типа особой точки, а следовательно и характера фазовых траекторий. С точки зрения биологии, недостатком данной модели является отсутствие учета естественных факторов сосуществования пары популяций, взаимодействующей по принципу «хищник – жертва»: ограниченность ресурсов, насыщение и т.п.

Отсюда возникает сомнение, в самом ли деле модель Лотки - Вольтерры отражает настоящий механизм колебаний численности популяций в системе «хищник – жертва».

## 2.2 Обобщенная модель Лотки – Вольтерры

Рассмотрим модель типа «хищник – жертва», являющуюся естественным обобщением классической модели Лотки – Вольтерра.

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = (c_1 - a_{11}N_1 - a_{12}N_2)N_1, \\ \dot{N}_2 = (-c_2 + a_{21}N_1 - a_{22}N_2)N_2; \end{cases} \quad (4)$$

где  $N_1$  – численность популяции жертвы,  $N_2$  – численность популяции хищника. Все коэффициенты модели положительны.  $c_1N_1$  – прирост жертв в отсутствии хищников;  $-a_{11}N_1^2$  – сокращение популяции жертв за счет внутривидовой конкуренции;  $-a_{12}N_1N_2$  – уменьшение числа жертв за счет поедания хищником;  $-c_2N_2$  – вымирание хищников в отсутствии жертв;  $a_{21}N_1N_2$  – рост числа хищников в результате поедания жертв;  $-a_{22}N_2^2$  – уменьшение числа хищников за счет внутривидовой конкуренции.

### 2.2.1. Анализ обобщенной модели Лотки – Вольтерры

Система (4) имеет следующие положения равновесия:

- 1)  $(0, 0)$ ;
- 2)  $\left(0, -\frac{c_2}{a_{22}}\right)$ ;
- 3)  $\left(\frac{c_1}{a_{11}}, 0\right)$ ;
- 4) Решаем систему

$$\begin{cases} a_{11}N_1 + a_{12}N_2 = c_1, \\ a_{21}N_1 - a_{22}N_2 = c_2. \end{cases}$$

Представляет интерес ситуация, когда эта система имеет единственное решение  $N_1^* > 0, N_2^* > 0$ .

$$N_1^* = \frac{c_1 a_{22} + c_2 a_{12}}{a_{11} a_{22} + a_{12} a_{21}} > 0,$$

$$N_2^* = \frac{c_1 a_{21} - c_2 a_{11}}{a_{11} a_{22} + a_{12} a_{21}} > 0 \text{ при } c_1 a_{21} > c_2 a_{11}.$$

Линеаризуем систему (4) в окрестности положений равновесия 1), 3), 4), которые расположены в первом квадранте и на его границе.

$$1) N_1^* = 0, N_2^* = 0,$$

$$\begin{pmatrix} \dot{N}_1 \\ \dot{N}_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} c_1 & 0 \\ 0 & -c_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix}.$$

Собственные числа вещественные разных знаков. Положение равновесия седло. Сепаратрисы седла совпадают с осями координат.

$$2) N_1^* = \frac{c_1}{a_{11}}, N_2^* = 0,$$

$$\begin{pmatrix} \dot{N}_1 \\ \dot{N}_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -c_1 & -\frac{a_{12}c_1}{a_{11}} \\ 0 & -c_2 + \frac{a_{21}c_1}{a_{11}} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix}.$$

$$\text{Собственные числа матрицы системы: } \lambda_1 = -c_1 < 0, \lambda_2 = -c_2 + \frac{a_{21}c_1}{a_{11}}.$$

Если  $\lambda_2 > 0$ , то положение равновесия будет седлом. В противном случае устойчивый узел. Но поскольку  $c_1 a_{21} > c_2 a_{11}$ , то это положение равновесия будет седлом всегда.

$$3) N_1^* = \frac{c_1 a_{22} + c_2 a_{12}}{a_{11} a_{22} + a_{12} a_{21}}, N_2^* = \frac{c_1 a_{21} - c_2 a_{11}}{a_{11} a_{22} + a_{12} a_{21}},$$

Матрица системы линейного приближения

$$\begin{pmatrix} c_1 - 2a_{11}N_1^* - a_{12}N_2^* & -a_{12}N_1^* \\ a_{21}N_2^* & -c_2 + a_{21}N_1^* - 2a_{22}N_2^* \end{pmatrix}.$$

Обозначим через  $\sigma$  след этой матрицы, а через  $\Delta$  ее определитель. Характеристический полином можно записать в виде

$$\varphi(\lambda) = \lambda^2 - \sigma\lambda + \Delta.$$

С учетом

$$\begin{cases} a_{11}N_1^* + a_{12}N_2^* = c_1, \\ a_{21}N_1^* - a_{22}N_2^* = c_2; \end{cases}$$

матрицу можно записать в виде

$$\begin{pmatrix} -a_{11}N_1^* & -a_{12}N_2^* \\ a_{21}N_1^* & -a_{22}N_2^* \end{pmatrix},$$

$$\sigma = -(a_{11}N_1^* + a_{22}N_2^*) < 0,$$

$$\Delta = N_1^*N_2^*(a_{11}a_{22} + a_{12}a_{21}) > 0.$$

Следовательно, положение равновесия либо устойчивый узел, либо устойчивый фокус. Если  $D = \sigma^2 - 4\Delta > 0$  – узел, если  $D < 0$  – фокус.

### 2.2.2. Проверка модели на наличие предельных циклов

Покажем, что система (4) не имеет предельных циклов, характерных для реальной популяционной динамики. Для этого воспользуемся критерием Дюлака.

Рассмотрим систему второго порядка:

$$\begin{cases} \dot{x} = P(x, y), \\ \dot{y} = Q(x, y); \end{cases} \quad (5)$$

Критерий Дюлака. Пусть  $B(x, y)$  – некоторая однозначная и дифференцируемая функция и пусть выражение

$$D \equiv \frac{\partial}{\partial x} [B(x, y)P(x, y)] + \frac{\partial}{\partial y} [B(x, y)Q(x, y)]$$

не меняет знака и не равно нулю тождественно в односвязной области  $G$ , тогда в  $G$  не существует замкнутых контуров, составленных из траекторий системы (5) (в частности и предельных циклов).

В качестве функции  $B(N_1, N_2)$  для системы (4) выберем

$$B(N_1, N_2) = N_1^{k-1} N_2^{h-1}.$$

Поскольку  $N_1 = 0, N_2 = 0$  – траектории системы, то предельные циклы могут располагаться только в одном из квадрантов. Нас интересует первый квадрант (по биологическому смыслу),  $N_1 > 0, N_2 > 0$ .

$$\begin{aligned} D &= \frac{\partial}{\partial N_1} [(c_1 - a_{11}N_1 - a_{12}N_2)N_1^k N_2^{h-1}] \\ &\quad + \frac{\partial}{\partial N_2} [(-c_2 + a_{21}N_1 - a_{22}N_2)N_1^{k-1} N_2^h] = \\ &= [kc_1 N_1^{k-1} - (k+1)a_{11}N_1^k - ka_{12}N_1^{k-1}N_2]N_2^{h-1} \\ &\quad + [-hc_2 N_2^{h-1} + ha_{21}N_1 N_2^{h-1} - (h+1)a_{22}N_2^h]N_1^{k-1} \\ &= N_1^{k-1} N_2^{h-1} [k(c_1 - a_{11}N_1 - a_{12}N_2) + h(-c_2 + a_{21}N_1 - a_{22}N_2) \\ &\quad - a_{11}N_1 - a_{22}N_2] \\ &= N_1^{k-1} N_2^{h-1} [kc_1 - hc_2 + N_1(-ka_{11} + ha_{21} - a_{11}) \\ &\quad + N_2(-ka_{12} - ha_{22} - a_{22})]. \end{aligned}$$

Параметры  $k$  и  $h$  выбираем так, что

$$\begin{cases} -ka_{11} + ha_{21} - a_{11} = 0, \\ -ka_{12} - ha_{22} - a_{22} = 0. \end{cases}$$

Получили неоднородную систему

$$\begin{cases} -ka_{11} + ha_{21} = a_{11}, \\ -ka_{12} - ha_{22} = a_{22}. \end{cases}$$

Найдем решение по формулам Крамера. Положим



$$\Delta = \begin{vmatrix} -a_{11} & a_{21} \\ -a_{12} & -a_{22} \end{vmatrix} \neq 0,$$

$$k = \frac{\Delta_k}{\Delta}, \Delta_k = \begin{vmatrix} a_{11} & a_{21} \\ a_{22} & -a_{22} \end{vmatrix} = a_{22}(-a_{11} - a_{21});$$

$$h = \frac{\Delta_h}{\Delta}, \Delta_h = \begin{vmatrix} -a_{11} & a_{11} \\ -a_{12} & a_{22} \end{vmatrix} = a_{11}(a_{12} - a_{22}).$$

При указанных  $k$  и  $h$

$$D = \sigma N_1^{k-1} N_2^{h-1}, \text{ где } \sigma = (kc_1 - hc_2).$$

При  $\sigma \neq 0$   $D(N_1, N_2)$  сохраняет знак в первом квадранте, следовательно, в соответствии с критерием Дюлака предельных циклов там не содержится.

Случай  $\sigma = 0$  требует дополнительного исследования.

$$kc_1 - hc_2 = 0,$$

$$c_1 a_{22}(a_{11} + a_{21}) = c_2 a_{11}(a_{22} - a_{12}),$$

$$c_1 a_{22} a_{11} + c_1 a_{22} a_{21} = c_2 a_{11} a_{22} - c_2 a_{11} a_{12}.$$

С учетом полученных ранее условий на параметры  $c_1 a_{21} > c_2 a_{11}$

$$c_1 a_{22} a_{11} + c_2 a_{22} a_{11} < c_2 a_{11} a_{22} - c_2 a_{11} a_{12},$$

$$c_1 a_{22} a_{11} < -c_2 a_{11} a_{12}.$$

Получили противоречивое неравенство, т.к. левая часть положительна, а правая часть отрицательна. Таким образом, случай  $\sigma = 0$  не реализуется.

Таким образом, независимо от начальных численностей популяции стремятся к стационарному значению, что и продемонстрировано на рис.3.

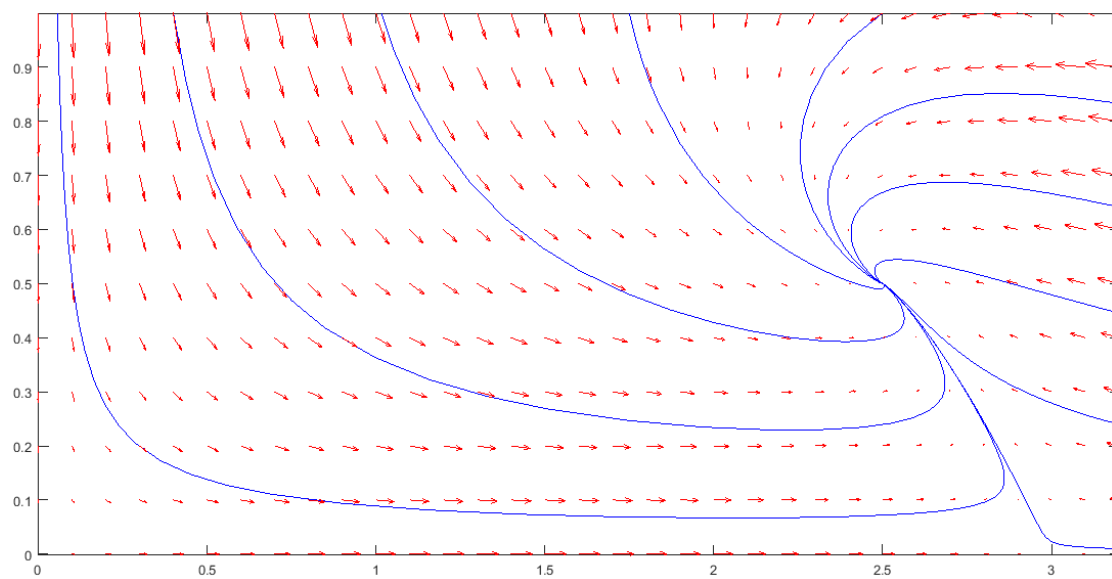


Рис.3. Фазовый портрет для системы (4), при  
 $c_1 = 3, c_2 = 2, a_{11} = 1, a_{12} = 1, a_{21} = 1, a_{22} = 1$

## Глава 3. Обобщенная модель Лотки – Вольтерры с автоколебаниями

### 3.1. Анализ модели Лотки – Вольтерры с автоколебаниями

Практический интерес представляют модели, в которых происходит колебание численности популяций хищника и жертвы, не приводящие к исчезновению тех и других. С этой точки зрения нам интересна следующая модель:

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = (a - bN_1)N_1 - \alpha_1 \frac{N_1}{1+N_1} N_2, \\ \dot{N}_2 = \left(-c + \alpha_2 \frac{N_1}{1+N_1}\right) N_2; \end{cases} \quad (6)$$

где  $a, b, c, \alpha_1, \alpha_2$  – положительные постоянные,  $N_1$  – численность популяции жертвы,  $N_2$  – численность популяции хищника.

$g_1(N_1) = a - bN_1$  – коэффициент размножения жертв;

$L(N_1) = \alpha_1 \frac{N_1}{1+N_1}$  – трофическая функция хищника, описывающая число жертв, потребляемых одним хищником в единицу времени;

$g_2(N_1) = -c + \alpha_2 \frac{N_1}{1+N_1}$  – коэффициент размножения хищников.

Коэффициент размножения жертв характеризует лимитирующую функцию среды. Трофическая функция хищника такова, что

$$\lim_{N_1 \rightarrow +\infty} L(N_1) = \alpha_1.$$

Это отражает эффект насыщения хищников. Коэффициент размножения хищников также обладает предельными свойствами:

$$\lim_{N_1 \rightarrow 0} g_2(N_1) = -c, \quad \lim_{N_1 \rightarrow +\infty} g_2(N_1) = -c + \alpha_2.$$

Таким образом, скорость размножения хищников конечна и не зависит от концентрации жертв при достаточно малых и достаточно больших их значениях.

Найдем положения равновесия системы (6) и классифицируем их.

1)  $M_0 = (0,0)$ .

Система линейного приближения:

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = aN_1, \\ \dot{N}_2 = -cN_2. \end{cases}$$

Собственными числами матрицы системы являются  $\lambda_1 = a$ ,  $\lambda_2 = -c$ . Они вещественны разного знака, следовательно,  $M_0$  – седло. При этом сепаратрисы седла совпадают с осями координат.

2)  $M_1 = \left(\frac{a}{b}, 0\right)$ .

Система линейного приближения:

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = -aN_1 - \frac{\alpha_1 a}{a+b} N_2, \\ \dot{N}_2 = \left(-c + \frac{\alpha_2 a}{a+b}\right) N_2. \end{cases}$$

Собственные числа матрицы линейного приближения  $\lambda_1 = -a < 0$ ,  $\lambda_2 = -c + \frac{\alpha_2 a}{a+b}$ . При  $\lambda_2 > 0$  имеем седло, а при  $\lambda_2 < 0$  устойчивый узел.

3)  $M_2 = (N_1^*, N_2^*)$ .

$N_1^*$  является решением уравнения

$$-c + \alpha_2 \frac{N_1}{1 + N_1} = 0, \quad N_1^* = \frac{c}{\alpha_2 - c}.$$

Нас интересует положение равновесия в первом квадранте, поэтому

$$\frac{c}{\alpha_2 - c} > 0, \quad \alpha_2 > c.$$

Для определения  $N_2^*$  имеем

$$a - bN_1^* - \frac{\alpha_1}{1 + N_1^*}N_2 = 0, \quad N_2^* = \frac{1}{\alpha_1}(a - bN_1^*)(1 + N_1^*),$$

$N_2^* > 0$  при условии  $N_1^* < \frac{a}{b}$ .

Матрица системы имеет вид

$$A = \begin{pmatrix} a - 2bN_1^* - \frac{\alpha_1 N_2^*}{(1 + N_1^*)^2} & -\frac{\alpha_1 N_1^*}{1 + N_1^*} \\ \frac{\alpha_2 N_2^*}{(1 + N_1^*)^2} & 0 \end{pmatrix}.$$

Исследуем собственные числа этой матрицы.

$$\Delta = \det A = \alpha_1 \alpha_2 \frac{N_1^* N_2^*}{(1 + N_1^*)^3} > 0,$$

$$Sp A = a - 2bN_1^* - \frac{\alpha_1 N_2^*}{(1 + N_1^*)^2} = a - 2bN_1^* - \frac{a - bN_1^*}{1 + N_1^*}.$$

Получим условие, при котором  $Sp A > 0$ . Тогда  $M_2$  – неустойчивый узел или фокус.

$$(a - 2bN_1^*)(1 + N_1^*) - (a - bN_1^*) > 0,$$

$$(a - b)N_1^* - 2bN_1^{*2} > 0, \quad N_1^* < \frac{a - b}{2b}.$$

Очевидно, что  $a > b$ .

### 3.2. Предельный цикл в обобщенной модели Лотки – Вольтерры

Построим нуль-изоклины системы (6), в которых поле направлений вертикально ( $\dot{N}_1 = 0$ ) и горизонтально ( $\dot{N}_2 = 0$ ).

Изоклина  $l_1$  с вертикальным полем направлений имеет вид

$$N_2 = \frac{1}{\alpha_1}(a - bN_1)(1 + N_1).$$

Это парабола, ветви которой направлены вниз. Она пересекает ось абсцисс в точках  $N_1 = -1, N_1 = \frac{a}{b}$ .

Изоклина  $l_2$  с горизонтальным полем имеет вид

$$-c + \alpha_2 \frac{N_1}{1 + N_1} = 0, \quad N_1 = \frac{c}{\alpha_2 - c}.$$

Это вертикальная прямая.

Точка пересечения найденных изоклин есть положение равновесия  $(N_1^*, N_2^*)$ . Мы рассматриваем случай, когда точка пересечения изоклин лежит левее вершины параболы.

Выпустим фазовую траекторию системы (6) из точки  $P\left(\frac{a}{b}, 0\right)$ . Вдоль данной траектории до пересечения с изоклиной  $l_2$   $\dot{N}_2 > 0, \dot{N}_1 < 0$ . Пересечем изоклину  $l_2$  в точке  $Q$ . Двигаясь дальше вдоль траектории, мы дважды пересекаем изоклину  $l_1$  в точках  $R$  и  $S$  (рис.4). В итоге получаем область, ограниченную участком траектории  $PQRS$  и участком  $PS$  изоклины  $l_1$  (). Эта область является положительно инвариантной, т.е. все траектории, начинающиеся в ней, не могут ее покинуть с ростом времени. Кроме того, эта область содержит единственное неустойчивое положение равновесия. Это означает, что в данной области содержится по крайней мере один предельный цикл (устойчивый).

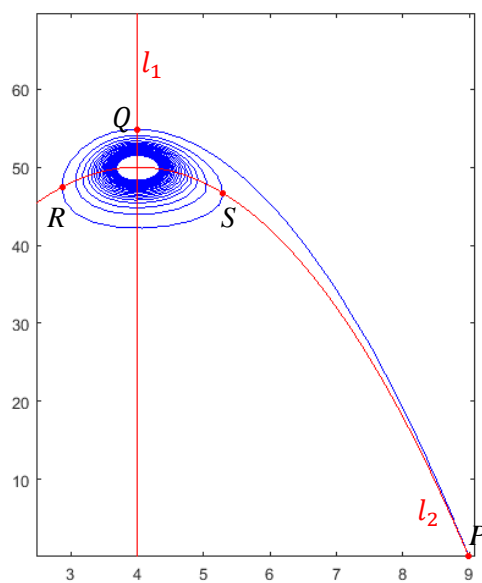


Рис. 4. Фазовая траектория и нуль-изоклины системы (6) при  $a = 9, b = 1, \alpha_1 = 0.5, c = 4, \alpha_2 = 5$

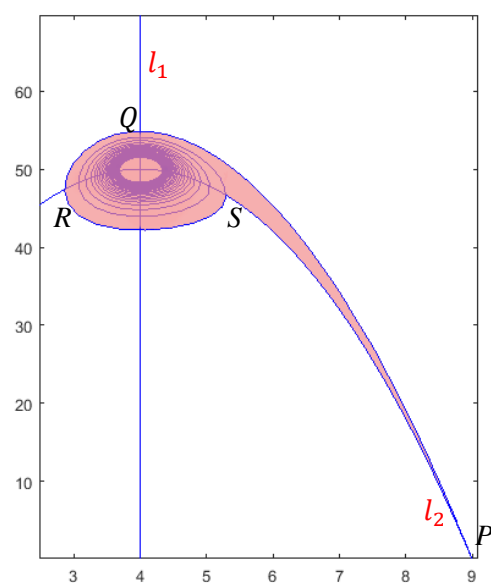


Рис. 5. Положительно инвариантная область, полученная на рис.4.

## Выводы

В результате анализа классической модели Лотки – Вольтерры выявлено, что она имеет две неподвижные точки: начало координат и нетривиальное положение равновесия  $\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$ . Первая точка является седлом, вторая центром.

Одним из основных недостатков этой модели является ее структурная неустойчивость: изменения в правой части уравнений могут привести к изменению характера нетривиального положения равновесия системы с центра на фокус. Добавив в модель коэффициент учета внутривидовой конкуренции это было наглядно продемонстрировано. Анализ системы на наличие предельных циклов был проведен с помощью критерия Дюлака, система предельных циклов не имеет. В этой модели независимо от начальных численностей популяции стремятся к стационарному значению.

Вторым основным недостатком системы Лотки – Вольтерры была обозначена ее слабая реалистичность относительно протекающих в жизни процессов и взаимодействий. Система не учитывала некоторые факторы, а основные факторы входили в систему не плохо применимым в реальной среде образом. Это уменьшает прикладной потенциал модели. Была рассмотрена модель допускающая автоколебания. Проведенный анализ особых точек определил начало координат как седло, нетривиальное положение равновесия  $(N_1^*, N_2^*)$ , где  $N_1^* = \frac{c}{\alpha_2 - c}$ ,  $N_2^* = \frac{1}{\alpha_1} (a - bN_1^*)(1 + N_1^*)$  неустойчивый узел, либо фокус. Для проведения анализа на наличие предельных циклов построена положительно инвариантная область. Результат анализа показал, что данная система имеет по крайней мере один предельный цикл (устойчивый).



## Заключение

В данной выпускной квалификационной работе была рассмотрена и проанализирована классическая модель Лотки – Вольтерры, построены фазовый портрет и график колебаний функций хищника и жертвы. Определены основные недостатки модели. На их основе взята обобщенная модель Лотки – Вольтерры, проведен ее анализ. Кроме того проведен анализ на наличие предельных циклов с помощью критерия Дюлака, который показал их отсутствие в данной модели. Построен фазовый портрет, отображающий полученные результаты.

Была выбрана обобщенная модель типа Лотки – Вольтерры, допускающая автоколебания, за счет чего и более приближенная к реальным процессам. Проведен ее анализ, а также анализ на наличие предельных циклов с помощью построения положительно инвариантной области. Вычислительный эксперимент, подтверждающий полученные результаты, был проведен на модельных примерах и отображен на графике.

Все графики были построены в прикладном пакете MatLab.

## Список литературы

1. Lotka A.J. Elements of physical biology. Baltimore: Williams and Wilkins Co, 1925. P. 495
2. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. Ижевск, 2004. 288 с.
3. Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Биофизическая динамика продукционных процессов. Ижевск, 2004. 464 с.
4. Рубин А.Б., Пытьева Н.Ф., Ризниченко Г.Ю. Кинетика биологических процессов. М., МГУ, 1977. 304 с.
5. Колмогоров А.Н. Качественное исследование моделей динамики популяций. // Проблемы кибернетики. 1972. Вып. 25, с. 100-106.
6. Базыкин А. Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. Ижевск, 2003. 368 с.
7. Александров А.Ю., Платонов А.В., Старков В.Н., Степенко Н.А. Математическое моделирование и исследование устойчивости биологических сообществ. СПбГУ, 2006, 186 с.
8. Петросян Л.А., Захаров В.В. Математические модели в экологии, СПбГУ, 1997. 254 с.
9. Баутин Н.Н., Леонтович Е.А. Методы и приемы качественного исследования динамических систем на плоскости. М.:Наука, 1976. 496 с.

## Приложение

Код программы в прикладном пакете MatLab, по которому были построены графики, изображенные на рис. 1-5.

Рис.1:

```
function [xp] = ris12(t,x)
xp=[ (4-2.5.*x(2)).*x(1); (-2+x(1)).*x(2) ];

function graf1
t0=0; t1=1000; x0=[0.5 1.5];
[t,x]=ode45('ris12', [t0 t1], x0);
plot(x(:,1), x(:,2))
hold on
[N,M]=meshgrid(0:0.4:9);
quiver(N,M, (4-2.5.*M).*N, (-2+N).*M, 2);
```

Рис.2:

```
function [xp] = ris12(t,x)
xp=[ (4-2.5.*x(2)).*x(1); (-2+x(1)).*x(2) ];

function graf2
t0=0; t1=1000; x0=[0.5 1.5];
[t,x]=ode45('ris12', [t0 t1], x0);
plot(t,x(:,1))
hold on
plot(t,x(:,2))
```

Рис.3:

```
function [xp] = ris3(t,x)
xp=[ (3-1.*x(1)-x(2)).*x(1); (-2+1.*x(1)-1.*x(2)).*x(2) ];

function graf3
t0=0; t1=10000; x0 = [3.2 0.01];
[t,x]=ode45('ris3', [t0 t1], x0);
plot(x(:,1), x(:,2), 'b')
hold on
x0 = [1.75 1];
[t,x]=ode45('ris3', [t0 t1], x0);
plot(x(:,1), x(:,2), 'b');
x0 = [2.5 1];
[t,x]=ode45('ris3', [t0 t1], x0);
plot(x(:,1), x(:,2), 'b');
x0 = [3.5 0.8];
[t,x]=ode45('ris3', [t0 t1], x0);
plot(x(:,1), x(:,2), 'b');
x0 = [3.5 0.6];
[t,x]=ode45('ris3', [t0 t1], x0);
plot(x(:,1), x(:,2), 'b');
x0 = [3.5 0.4];
[t,x]=ode45('ris3', [t0 t1], x0);
plot(x(:,1), x(:,2), 'b');
```

```

x0 = [3.5 0.2];
[t,x]=ode45('ris3', [t0 t1], x0);
plot(x(:,1), x(:,2), 'b');
x0 = [0.04 3.5];
[t,x]=ode45('ris3', [t0 t1], x0);
plot(x(:,1), x(:,2), 'b');
x0 = [0.3 3.5];
[t,x]=ode45('ris3', [t0 t1], x0);
plot(x(:,1), x(:,2), 'b');
x0 = [0.9 3.5];
[t,x]=ode45('ris3', [t0 t1], x0);
plot(x(:,1), x(:,2), 'b');
[N,M]=meshgrid(0:0.1:3.5);
quiver(N,M, (3-N-M).*N, (-2+N-M).*M, 4, 'r');

```

Рис.4-5:

```

function [xp]= ris4(t,x)
xp=[ (9-1.*x(1)).*x(1)-0.5.*(x(1)./(1.+x(1))).*x(2); (-
4+5.*(x(1)./(1.+x(1))).*x(2)]

function graf4
t0=0; t1=1000; x0 = [9 0];
[t,x]=ode45('ris4', [t0 t1], x0);
plot(x(:,1), x(:,2), 'b')
hold on
x1=[0:0.01:10];
y1=1/0.5.*(9-1.*x1).*(1.+x1);
plot(x1,y1, 'r')
x2=ones(7001,1);
x2=x2.*4;
y2=[0:0.01:70];
plot(x2,y2, 'r')

```